BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 42 — N° 5, 1970 (1971), pp. 1003-1008.

ESSAI DE CLASSIFICATION PHYLOGÉNIQUE DES CAPRINIDÉS
(*Lamellibranches*)

Par Guy DAMESTOY

La famille des Caprinidés, essentiellement crétacée, appartient au groupe des Rudistes fixés par la valve droite. Les unités taxinomiques ont d'abord été établies (**1-5**) en se basant principalement sur l'insertion du muscle postérieur, puis d'après la forme des canaux palléaux et de leur distribution sur l'une des valves ou sur les deux.

Comme le fait remarquer C. Dechaseaux (**6**), la forme des canaux et leur répartition dépendent très souvent du niveau par lequel passe la section étudiée, ainsi que, peut-on ajouter, de son inclinaison par rapport au plan de la commissure des valves.

Il existe donc une part d'arbitraire dans la classification des Caprinidés, en plus du fait que certaines formes ont été définies avec une description incomplète ou figurées de façon peu précise.

En collationnant les travaux relatifs aux différents genres, après un pointage rigoureux qui élimine les critères distinctifs trop vagues ou contradictoires, joint à l'étude d'individus déposés dans les collections * ou provenant de mes récoltes, il ressort un certain nombre de caractères qui peuvent servir à établir une fiche signalétique du genre et de son stade évolutif.

Examinons d'abord les caractères externes.

Presque tous les Caprinidés adultes sont inéquivalves, la valve libre étant très souvent plus « déformée » que la valve fixée. Il existe cependant plusieurs stades dans cette déformation se traduisant par un enroulement plus ou moins accentué de la valve libre.

Les premiers Caprinidés de l'Urgonien ont une valve gauche recourbée tandis que la valve droite reste petite. Au Cénomanien, on assiste chez la plupart des genres à un enroulement spiral plus ou moins serré de la valve libre et à un allongement de la valve fixée, qui peut devenir arquée. Durant le Sénonien inférieur, ce mouvement continue et les derniers Caprinidés du Sénonien supérieur terminent en général par des formes géantes.

Examinons maintenant les caractères internes.

La fréquence de rencontre des Caprinidés dans un gisement est proportionnellement réduite comparativement à celle d'autres familles de Rudistes et les individus entiers, bien conservés, permettant de pratiquer, des coupes idéales, sont assez rares. De ce fait, il faut tirer parti de ce que l'on trouve et se con-

* Je tiens à remercier ici MM. les Directeurs de Départements de Paléontologie, les Professeurs et Conservateurs de Musées qui m'ont permis cette étude.

tenter le plus souvent, pour étudier l'animal, d'un fragment ou d'une section quelconque de la coquille.

Considérons en premier la présence dans l'épaisseur des couches internes du test, surtout à la valve libre, des canaux palléaux qui ont valu à cette famille le surnom de Rudistes à canaux.

Tous les Caprinidés possèdent des canaux de forme variable, séparés sur le bord palléal par des septes radiants simples ou anastomosés, dans lesquels on peut distinguer cinq stades d'évolution.

1) Dans les formes primitives, les canaux sont elliptiques et séparés par des septes simples.

2) Au stade suivant, les septes se bifurquent et tendent à s'allonger.

3) Au troisième stade, les septes se polyfurquent, donnant naissance à un système de deuxième ordre et ainsi de suite. Les plus grands canaux ont une section pyriforme.

4) Au stade suivant, des cloisons secondaires apparaissent perpendiculairement aux septes, donnant des canaux d'abord polygonaux, puis arrondis. Ils sont peu nombreux au début, mais s'accroissent au fur et à mesure de l'évolution. Les septes radiants redeviennent courts, souvent simples ou bifurqués.

5) Enfin, au dernier stade, les canaux envahissent toute la coquille, y compris la région cardinale. Ils sont coupés irrégulièrement par des cloisons transverses formant plancher et ne se correspondant pas d'un canal à l'autre. C'est la structure prismatique.

Considérons maintenant l'existence du septum transversal qui partage la cavité viscérale de la valve gauche en deux loges de taille inégale. Cette cloison existe chez tous les genres à l'exception de ceux ayant atteint le dernier stade d'évolution des canaux. Le test à structure prismatique se développe, entraînant une réduction de la cavité viscérale et de l'appareil cardinal.

G. Mennessier (**7**), en révisant les espèces européennes du genre *Plagioptychus*, a mis en évidence deux séries de formes dans le temps, d'après la position de la dent postérieure de la valve gauche. La position des différents éléments de la charnière, quand ils sont visibles, permet donc avec les canaux de situer des espèces dans le cadre générique.

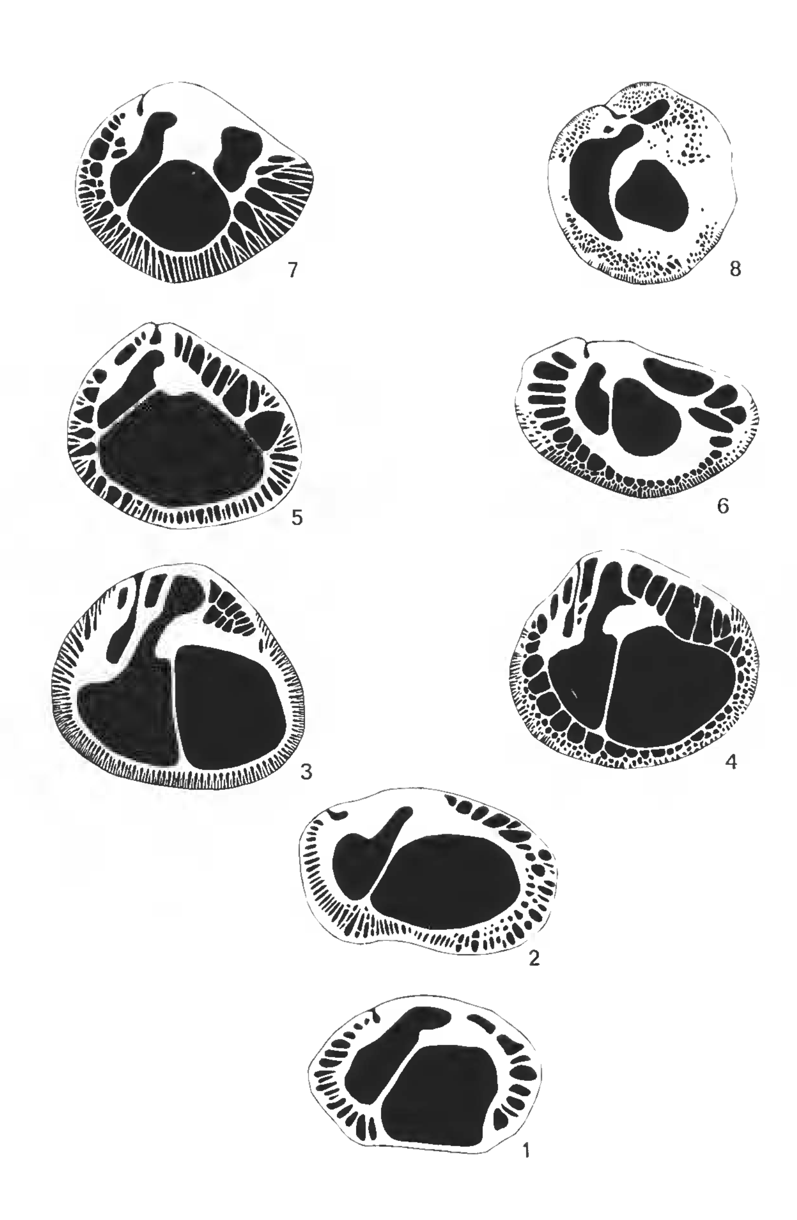
Certains Caprinidés montrent dans la région cardinale, au voisinage des insertions musculaires, de grands canaux parfois subdivisés. La forme et le nombre de ces derniers variant avec le niveau et l'inclinaison des sections étudiées, leur utilisation comme critère distinctif doit être accompagnée de prudence.

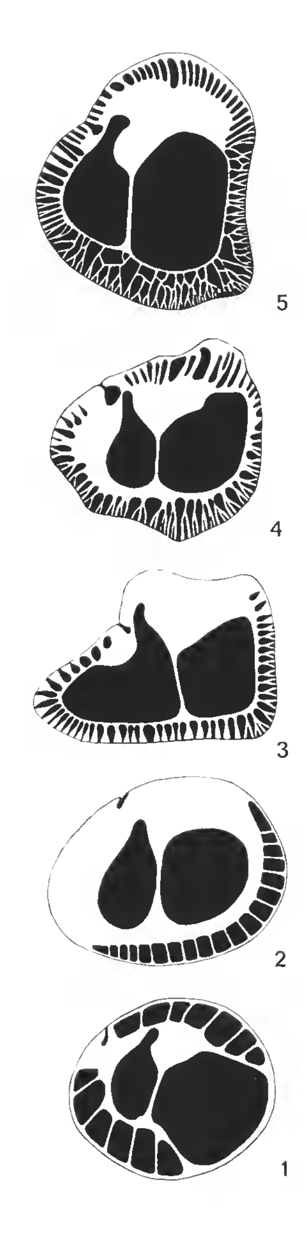
De tous les caractères énumérés ci-dessus, le plus important et le plus cons-

---

LÉGENDE DE LA PLANCHE I

Fig. 1. — *Praecaprina varians* Paquier, section valve gauche.
Fig. 2. — *Offneria rhodanica* Paquier, section valve gauche.
Fig. 3. — *Caprina adversa* d'Orbigny, section valve gauche.
Fig. 4. — *Caprinula boissyi* d'Orbigny, section valve gauche.
Fig. 5. — *Schiosia schiosensis* Boehm, section valve gauche.
Fig. 6. — *Sphaerucaprina woodwardi* Gemmellaro, section valve gauche.
Fig. 7. — *Orthoptychus striatus* Futterer, section valve gauche.
Fig. 8. — *Sabinia aniensis* Parona, section valve gauche.


7
8
5
6
3
4
2
1


5
4
3
2
1

tant reste l'évolution des canaux palléaux en cinq stades. Les autres caractères, plus complexes à classer parce que plus arbitraires, corroborent néanmoins assez bien cette succession et permettent d'obtenir par combinaison les stades A, B, C, D, E de l'évolution générale du phylum.

Les premiers Caprinidés apparaissant à l'Urgo-Aptien sont les genres *Praecaprina* en Europe et *Amphitriscoelus* en Amérique. Ils possèdent des canaux palléaux primitifs, localisés seulement au voisinage des impressions myophores. Le système des canaux envahissant progressivement par cloisonnement le bord ventral, le premier genre va donner *Offneria*, l'autre *Kipia* qui montre déjà des septes radiants simples.

Au Cénomanien, après l'hiatus de l'Albien (**8**), on assiste à une explosion de formes nouvelles, réalisant tous les stades d'évolution.

Du tronc *Praecaprina* se détachent deux lignées de genres existant pour la plupart conjointement en Europe-Asie et en Amérique, et évoluant parallèlement dans le temps :

— d'un côté, *Caprina-Neocaprina*, *Schiosia*, *Orthoptychus*, où prédomine la dichotomie croissante des septes radiants ;

— de l'autre côté, *Caprinula*, *Sphaerucaprina*, *Sabinia*, où prédomine la réduction du diamètre des canaux palléaux externes.

Toutes les formes énumérées ci-dessus, bien que ne dérivant pas d'une manière continue du genre *Praecaprina*, possèdent avec lui certains caractères morphologiques tels l'enroulement spiralé de la valve gauche, la présence dans la région cardinale, surtout du côté antérieur, de grands canaux elliptiques et un sillon ligamentaire bien marqué, qui permettent de les réunir en une même sous-famille portant le nom du genre dominant : les **Caprininae** (pl. I).

Quant au tronc *Amphitriscoelus*, il est suivi, exclusivement en Amérique et probablement dès le Vraconien, par des genres très particuliers aux valves plus ou moins allongées à sections sub-trapézoïdales et dont les canaux, en envahissant le pourtour de la coquille, évoluent progressivement stade par stade. Le sillon ligamentaire reste bien marqué.

Ceux-ci, *Planocaprina*, *Coalcomana*, *Caprinuloidea*, malgré leurs aspects différents, peuvent être aussi groupés en une seule sous-famille : les **Caprinuloidinae** (pl. II).

Parallèlement, deux nouveaux genres de grande taille, *Ichthyosarcolites* et *Immanitas* font leur apparition en Europe et en Amérique. Ils possèdent à la fois un appareil myo-cardinal assez rudimentaire, apparenté pour le premier avec celui d'un Radiolitidé, une cavité viscérale réduite et un test à structure prismatique (**9**). Il n'y a plus d'empreinte ligamentaire. Ayant atteint le dernier stade évolutif sans transition, ils disparaissent à la fin du Cénomanien.

Leurs caractères morphologiques très spécifiques permettent d'en faire une sous-famille : les **Ichthyosarcolitinae** (p. IV).

LÉGENDE DE LA PLANCHE II

Fig. 1. — *Amphitriscoelus warengi* Harris & Hodson, section valve gauche.
Fig. 2. — *Kipia trinitaria* Harris & Hodson, section valve gauche.
Fig. 3. — *Planocaprina trapezoides* Palmer, section valve gauche.
Fig. 4. — *Coalcomana ramosa* Harris & Hodson, section valve gauche.
Fig. 5. — *Caprinuloidea perfecta* Palmer, section valve gauche.

Au Turonien, un nouveau phylum débute avec le genre *Plagioptychus* dont les canaux pyriformes sont séparés par des septes radiants, se dichotomisant au fur et à mesure de l'évolution. Chez *Mitrocaprina*, le cloisonnement secondaire apparaît et le stade final est réalisé chez *Coralliochama* avec sa structure prismatique.

Étant donné les affinités de ces genres avec les Caprininae, on est tenté de les faire succéder tout naturellement à cette sous-famille. Cependant, ils en diffèrent par la forme arrondie de la valve gauche, presque symétrique, la position excentrée de la dent médiane, la lame myophore saillante et un sillon ligamentaire peu marqué. C'est pourquoi il est préférable de les réunir en une autre sous-famille : les **Plagioptychinae** (pl. III), laquelle se développe en Europe-Asie et en Amérique.

Au Sénonien supérieur, marquant l'extinction des Caprinidés, de nouveaux genres apparaissent, à savoir *Paracaprinula* et *Trechmannella* en Asie, *Antillocaprina* et *Titanosarcolites* en Amérique, *Rousselia* en Europe.

Les deux premiers sont caractérisés par des canaux polygonaux de taille inégale du côté interne, des canaux radiaux séparés par des septes anastomosés du côté externe et l'absence d'empreinte ligamentaire.

Les deux suivants montrent une structure prismatique, une lame myophore relevée, connectée à la dent médiane qui reste petite et un déplacement interne du ligament. L'appareil cardinal s'en trouve ainsi modifié.

Quant à *Rousselia*, ses affinités avec *Antillocaprina* sont grandes, mais il n'a pas de ligament et ne possède pas de canaux à la valve gauche.

Malgré la dispersion géographique de toutes ces formes qui ne peuvent correspondre à ce que J. Huxley (**10**) appelle un « clade », elles constituent néanmoins une série de « grades » par leur similitude d'évolution.

C'est pourquoi, afin d'éviter un polyphylétisme encombrant, il est possible de les grouper en une même sous-famille : les **Antillocaprininae** (pl. III).

En conclusion, on peut distinguer chez les Caprinidés cinq sous-familles, réunissant des genres ayant évolué stratigraphiquement et géographiquement d'une même manière, à savoir : les **Caprininae**, les **Caprinuloidinae**, les **Ichthyosarcolitinae**, les **Plagioptychinae** et les **Antillocaprininae.**

Tout ceci est résumé dans le tableau I.

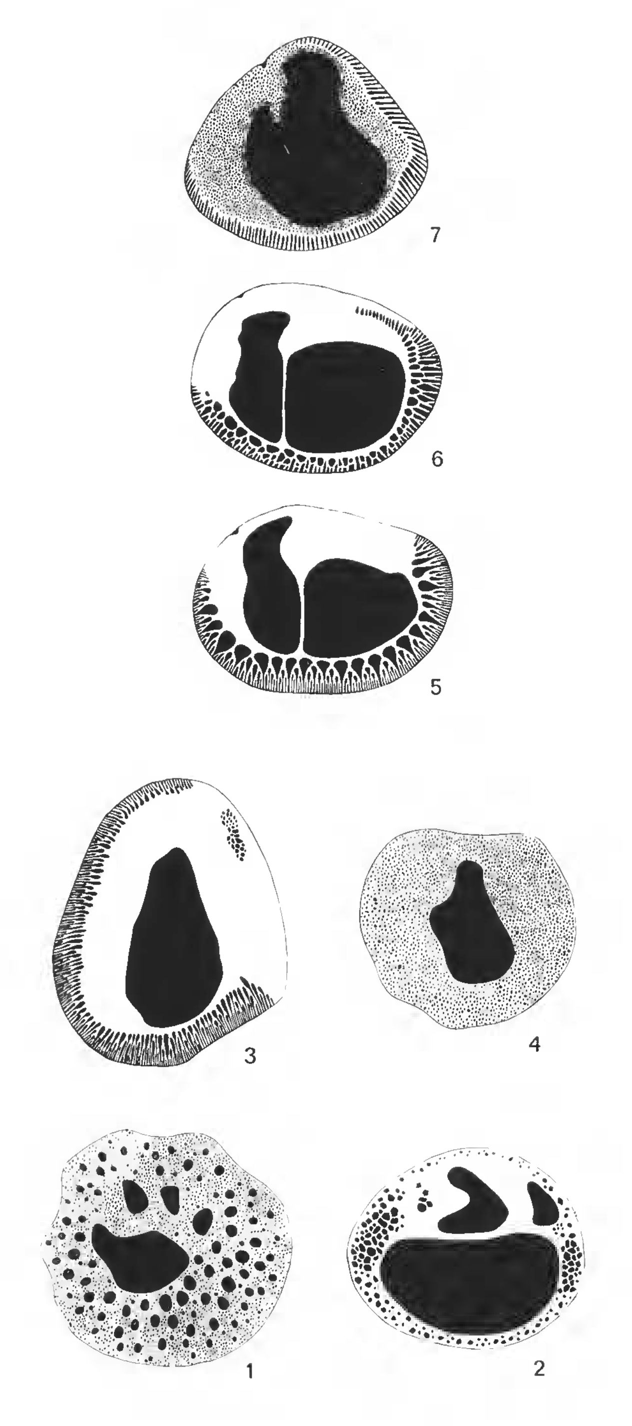
LÉGENDE DE LA PLANCHE III

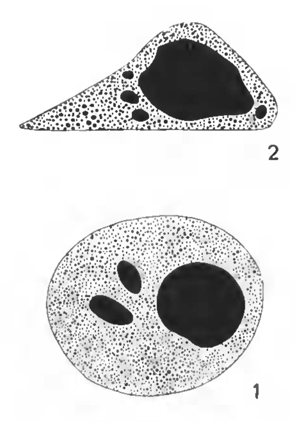
Fig. 1-4. — Antillocaprininae.

Fig. 1. — *Titanosarcolites giganteus* Whitfield, section valve droite.
Fig. 2. — *Rousselia guilhoti* Douvillé, section valve droite.
Fig. 3. — *Trechmannella persica* Cox, section valve gauche.
Fig. 4. — *Antillocaprina occidentalis* Whitfield, section valve gauche.

Fig. 5-7. — Plagioptychinae.

Fig. 5. — *Plagioptychus paradoxus* Matheron, section valve gauche.
Fig. 6. — *Mitrocaprina bayani* Douvillé, section valve gauche.
Fig. 7. — *Coralliochama orcutti* White, section valve gauche.


7
6
5
3
4
1
2



LÉGENDE DE LA PLANCHE IV

FIG. 1. — *Immanitas rotunda* Palmer, section valve droite.
FIG. 2. — *Ichthyosarcolites triangularis* Desmarest, section valve droite.

REMARQUE. Afin de rendre plus évidentes les comparaisons entre genres, les sections de Caprinidés ont été dessinées d'une manière uniforme (parties pleines *en blanc*, parties creuses *en noir*) et réduites au même format.

Tableau I. — Phylogénie des Caprinidae (genre dominant en caractères gras)

A ——— sens de l'évolution ———▸ E

	Genre	Répartition	Sous-famille
A	*Praecaprina*	Eu	Caprininae
A	*Offneria*	Eu	
B	**Caprina**-*Neocaprina*	Eu-Am	
C	*Schiosia*	Eu	
C	*Orthoptychus*	Eu	
D	*Caprinula*	Eu-As	
D	*Sphaerucaprina*	Eu	
D	*Sabinia*	Eu	
A	*Amphitriscoelus*	Am	Caprinuloidinae
A	*Kipia*	Am	
B	*Planocaprina*	Am	
C	*Coalcomana*	Am	
D	**Caprinuloidea**	Am	
E	**Ichthyosarcolites**	Eu-Am	Ichthyosarcolitinae
E	*Immanitas*	Am	
C	**Plagioptychus**	Eu-Am-As	Plagioptychinae
D	*Mitrocaprina*	Eu-Am	
E	*Coralliochama*	Am	
D	*Trechmannella*	As	Antillocaprininae
D	*Paracaprinula*	As	
E	**Antillocaprina**	Am	
E	*Titanosarcolites*	Am	
E	*Rousselia*	Eu	

Étages : B V H B A A V C T C S C M D
- 135 — 65 (millions d'années)

Pour la morphologie externe et interne, consulter (4) (5) dans la bibliographie.

BIBLIOGRAPHIE

1. Paquier, V., 1905. — Les Rudistes Urgoniens. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **29**.

2. Douville, H., 1935. — Les Rudistes et leur évolution. *Bull. Soc. géol. France*, **5**, pp. 319-358.

3. Mac Gillavry, H., 1937. — Geology of the Province Camaguey, Cuba, whith revisional studies in Rudist Paleontology. *Phys. Geol. Reeks der Geogr. en Geol. Med.*, **14**.

4. Dechaseaux, C., 1952. — Les Rudistes. *In* : Piveteau, Traité de Paléontologie.

5. Dechaseaux, C., L. Cox, A. Coogan, B. Perkins et D. Newell, 1969. — Hippuritacea. *In* : Moore, Treatise on Invertebrate Paleontology.

6. Dechaseaux, C., 1943. — Nouvelles observations sur *Caprinula cedrorum* Blanckenhorn. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **13**, pp. 37-41.

7. Mennessier, G., 1957. — Remarques sur les espèces européennes de Rudistes appartenant au genre *Plagioptychus* Matheron. *Bull. Soc géol. Fr.*, **7**, pp. 833-852.

8. Damestoy, G., 1968. — Der Einfluss der Paläotemperaturen auf die Ökologie der Rudisten während der Kreidezeit. *Mitt. Geol. Gesell., Wien*, pp. 1-4.

9. Damestoy, G., 1968. — Contribution à l'étude du genre *Ichthyosarcolites* Desmarest. *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente*, pp. 1-7.

10. Huxley, J., 1957. — The three types of evolutionary process. *Nature*, **180**, pp. 454-455.

11. Huxley, J., 1958. — Evolutionary process and taxonomy with special reference to grades. *Uppsala Univ. Arssks*, pp. 21-38.